

УДК 576.895.772

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ СЛЕПНЕЙ РОДА *HYBOMITRA*
(DIPTERA: TABANIDAE) ПРИ ОБЛЕТЕ ПРОКОРМИТЕЛЯ И ПОИСКЕ
МЕСТА ДЛЯ КРОВОСОСАНИЯ**

© В. П. Иванов

В статье дается описание полетных траекторий слепней рода *Hybomitra* при нападении на прокормителя и обсуждаются вопросы сенсорной регуляции поведенческих реакций во время облета объекта нападения и поиска предпочитаемых участков кожных покровов для кровососания.

Самкам слепней наряду с добыванием углеводного корма, необходимого для нормальной жизнедеятельности, свойственно питание кровью теплокровных позвоночных, в том числе домашних животных и человека. Представители сем. Tabanidae при массовом нападении способны причинять сильное беспокойство прокормителям, и, кроме того, имеют большое значение как переносчики инфекционных болезней (Олсуфьев, 1937, 1974; Виолович, 1968; Скуфьин, 1973).

В нападении слепней на прокормителя выделяют несколько последовательных фаз: целенаправленный полет к объекту нападения, облет и преследование прокормителя, посадка на кожные покровы и поиски предпочитаемого места для кровососания, прокалывание с помощью ротового аппарата кожных покровов и акт кровососания (Скуфьин, 1958, 1967). При анализе этологических аспектов контакта этих насекомых с прокормителем сравнительно много внимания уделяется количественной оценке основных фаз нападения (Dickerson, Laviopierre, 1959; Лутта, 1961, 1970; Скуфьин, Паенко, 1967, 1971; Clark et al., 1976; Соболева, 1977; Константинов, 1992, 1993б, 1995), а также изучению влияния на интенсивность нападения таких факторов, как возраст, размеры, окраска и оборонительное поведение прокормителя (Tashiro, Schwardt, 1949; Андреев и др., 1957; Мяло, 1963, 1964, 1968; Kniepert, 1981; Константинов, Ульянов, 1988).

Значительно меньше работ посвящено изучению полетных трасс, прокладываемых слепнями при поиске предпочитаемых биотопов, половых партнеров и пищевых объектов. Благодаря активному быстрому полету слепни способны отыскивать объекты нападения для кровососания и пополнять по мере необходимости запасы воды и углеводов, используя для добывания последних падь на древесно-кустарниковой растительности, нектар цветковых растений или натеки на стволах деревьев (Веселкин, 1993). Слепни рода *Hybomitra* могут за 5 ч преодолевать расстояние в 1.5 км (Балашов и др., 1985), а в течение дня — до 5 км (Купрессова и др., 1977). По данным Константинова (1993а), среднее расстояние, на которое эти насекомые разлетаются в течение суток, около 1, максимальное — до 2 км; наибольшее расстояние, с которого у боль-

шинства особей начинается целенаправленный полет к прокормителю, составляет 75—100 м.

В опытах с выпуском слепней рода *Hybomitra* со стартовых площадок, размещенных на водном зеркале небольшого лесного озера, нами было дано описание наиболее характерных особенностей траекторий полета при прокладывании этими насекомыми маршрутных трасс на местности (Иванов, 1994, 1998, 1999). В настоящем сообщении приводятся результаты изучения полетных траекторий при облете слепнями рода *Hybomitra* прокормителя и поиске на кожных покровах предпочитаемых мест для кровососания.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа выполнена на юге Псковской обл. (Себежский р-н), в зоне смешанных хвойно-широколиственных лесов.

Объектами нападения были выбраны слепни рода *Hybomitra* (*H. bimaculata*, *H. tuehlfeldi*), имеющие достаточно крупные размеры, что облегчает визуальное наблюдение полетных траекторий. Изучали полетные траектории при нападении слепней на пасущуюся корову, выпасавшуюся изолированно на естественном пастбище — лесной поляне. Полетные траектории регистрировали по методу Книперта (Knierpert, 1981) на специальных бланках, где графически отмечали наиболее характерные элементы траектории при облете слепнями прокормителя и во время поиска предпочитаемого места для кровососания. Всего было проанализировано 43 нападения этих насекомых на прокормителя.

Исследования проводили в суточный период активного лёта слепней при температуре окружающего воздуха 20—25°.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Стратегия самок слепней при добывании крови теплокровных позвоночных состоит в неоднократном, сравнительно непродолжительном нападении на прокормителя. Продолжительность нападения представителей сем. Tabanidae существенно варьирует как среди особей одного и того же вида (от 10—30 с до 5—35 мин), так и у разных видов, составляя в среднем 1—6.4 мин. Длительность этого периода зависит от числа присасываний особи во время нападения, от общей интенсивности нападения кровососущих насекомых и других факторов, предопределяющих уровень оборонительной активности прокормителя, и в меньшей степени от погодных условий (Константинов, 1993б).

Слепням свойственна видоспецифичная топографическая избирательность, или топопреферендум, в предпочтении для посадок и акта питания определенных участков на теле прокормителя (Петрова, 1956; Скуфьин, 1966; Blickle, 1955; Hollander, Wright, 1980; Knierpert, 1981; Константинов, 1995). По данным Константинова (1995), *H. lurida*, *H. bimaculata* и *H. nitidifrons* нападают преимущественно на предплечье и подгрудок коров, но встречаются также на голове, животе, передних и задних ногах.

По нашим данным, виды рода *Hybomitra* начинали целенаправленный полет к пасущейся корове, выпасавшейся на небольшой лесной поляне, обычно с расстояния меньше 60 м. Траектория целенаправленного полета была прямолинейная или чаще плавно изогнутая. Подлетев к объекту нападения, слепни выполняли облет прокормителя, состоящий из серии витков, наклоненных под небольшими углами к горизонтальной плоскости и имеющих радиус око-

ло 1—2 м. При облете прокормителя насекомые периодически совершали резкие повороты на 180°, изменяя направление движения на противоположное. Некоторые особи после более или менее длительного облета объекта нападения направлялись к древесно-кустарниковой растительности на границе пастбища. По мнению ряда исследователей, одной из причин прерывания нападения может быть потребность насекомых в периодическом отдыхе, что подтверждается находками предпринимавших нападение маркированных слепней, которые сидели неподвижно в кустарнике и травостое в непосредственной близости от прокормителя (Wiesenhutter, 1975; Константинов, 1993б).

У большинства слепней облет прокормителя сменялся облетом предпочитаемых для кровососания частей тела, когда насекомые начинают виться около шеи, ног, головы и живота объекта нападения в поисках места, предпочитаемого для посадки и добывания крови. Облет предпочитаемых частей тела состоял из серии витков с радиусом около 0.2—1.5 м, расположенных в горизонтальной плоскости и нередко под разными углами к горизонтали. При выполнении этих витков насекомые периодически поворачивали на 180°, начиная передвигаться в направлении, противоположном предыдущему. Кроме того, во время поиска предпочитаемых участков для кровососания слепни нередко демонстрировали серии небольших витков радиусом 4—12 см, выполнявшихся в горизонтальной плоскости над определенными локальными участками кожных покровов.

Во время облета участков кожных покровов, предпочитаемых для добывания крови, слепни нередко совершали посадки на прокормителя, не заканчивавшиеся пищевым актом. Многие слепни после посадки выполняли несколько коротких перелетов над предпочитаемой частью тела объекта нападения с последующей посадкой на другом находившемся поблизости участке кожных покровов. Каждый последующий перелет выполнялся в том же или противоположном направлении, или под углом к предыдущему. Некоторые слепни сидели неподвижно или занимались чисткой собственных наружных покровов, другие предпринимали попытки к добыванию крови или поглощали кровь из гематомы, образовавшейся в результате повреждения покровов и подкожных капилляров с помощью ротового аппарата. По литературным данным, у *H. bimaculata* число посадок за нападение в среднем 4.44 ± 0.32 и максимальное число посадок — 29 (Константинов, 1993б). Высказывалось мнение, что у ненапивавшихся особей прерывание посадки или пищевого акта летной активностью происходит, как правило, вследствие морфологических особенностей кожных покровов или сети подкожных капилляров на данном участке, препятствующих добыванию крови, либо под влиянием оборонительных реакций прокормителя (Wiesenhutter, 1975; Clark e. a., 1976; Константинов, 1993б).

При оборонительном поведении прокормителя, состоявшем обычно в более или менее резких поворотах головы, в защитных движениях хвоста, передних и задних ног, наблюдались следующие поведенческие реакции нападавших слепней. Во время облета прокормителя и при поиске предпочитаемых участков на кожных покровах для кровососания плавно изогнутая траектория полетных витков трансформировалась в более сложную, для которой были характерны частые небольшие и отдельные резкие локальные изменения направления движения, предохраняющие слепней от механических повреждений. Многие особи, сидевшие на кожных покровах, взлетали в ответ на оборонительное поведение животного с последующим выполнением облета прокормителя или частей его тела, либо совершали короткие перелеты, заканчивавшиеся посадкой на другом расположенном поблизости участке покровов. По литературным данным, смертность среди нападающих на корову слеп-

ней, обусловленная оборонительным поведением животного, составляет в среднем около 3% (Константинов, 1993б). Наиболее опасным для насекомых этапом нападения является момент присасывания. Так, из 612 нападавших на корову слепней, имевших индивидуальную маркировку, были убиты или получили серьезные повреждения 3.1 % особей, причем из них 21.1 — во время кровососания, 26.3 — при посадках на кожные покровы и 52.6 % — при прокалывании покровов ротовым аппаратом (Константинов, 1993б).

Для активного машущего полета слепней рода *Hybomitra* при нападении на прокормителя характерны не только большая скорость передвижения, но и весьма высокая маневренность. Эти насекомые способны к выполнению как плавных, так и резких изменений направления движения, к реализации разнообразных сложных виражей и многократных коротких быстрых перелетов. Отмечалось, что во время добывания углеводного корма самцы и самки слепней нередко используют такой сложный элемент полетного репертуара высших насекомых, как зависающий полет, периодически зависая над выбранным пищевым объектом (Веселкин, 1993).

Высокая маневренность полета указывает на существование у слепней хорошо развитых сенсорных и двигательных систем, участвующих в запуске, поддержании и регуляции полетных реакций. У насекомых в регуляции полета участвуют разнообразные сенсорные органы. В активации и поддержании полета, а также в предотвращении рыскания и при маневрировании важную роль играют анеморецепторы (Свидерский, 1969, 1973, 1980а, 1980б, 1988). Для стабилизации ритма движения крыльев, при маневрировании, корректировании рыскания, крена и тангажа большое значение имеют сенсорные сигналы, поступающие от волосковых механорецепторных сенсилл, расположенных в области шеи, от рецепторов растяжения, находящихся у основания крыльев, от джонстоновых органов и органов зрения.

Нападение слепней на прокормителя представляет собой сложную поведенческую программу, состоящую из нескольких последовательных поведенческих реакций, в иницировании и регуляции которых участвуют разнообразные сенсорные системы. Согласно современным представлениям, такие сложные поведенческие программы генетически детерминированы, но запуск каждой из составляющих их поведенческих реакций является вероятностным событием, зависящим от конкретного соотношения действующих на каждом этапе средовых факторов, от мотивационного статуса животного и предшествующей модификации этих реакций, обусловленной приобретением индивидуального опыта (Хайнд, 1975; Мак-Фарленд, 1988; Иванов, 2000).

В работах многих исследователей отмечается, что слепни предпочитают нападать преимущественно на сравнительно крупных теплокровных позвоночных, имеющих темную окраску (см., например: Олсуфьев, 1937, 1974; Виолович, 1968; Скуфьин, 1973; Константинов, Ульянов, 1988). Этот феномен указывает на то, что наиболее важными сигнальными раздражителями, запускающими поведенческую программу нападения слепней на прокормителей, являются световые стимулы. Поведенческие реакции поиска предпочитаемых для кровососания участков кожных покровов, по-видимому, регулируются преимущественно с участием ольфакторных и вкусовых рецепторов, которые у многих насекомых имеют большое значение в добывании пищевых объектов и контролировании поглощения пищи (Dethier, 1972, 1976; Иванов, 2000). Слепням свойственны разнообразные и хорошо развитые хеморецепторные сенсиллы, расположенные на усиках, щупиках, ротовом аппарате и на лапках (Елизаров, 1978; Чайка, 1981). В регуляции защитных реакций слепней главное значение, очевидно, приобретают наряду с органами зрения механорецепторы, способные реагировать на движение воздуха и звуковые стимулы.

Существенное значение в дальнейшей разработке этологических аспектов нападения слепней на прокормителей имеет экспериментальное изучение сигнальных раздражителей, участвующих в запуске поведенческих реакций, а также анализ влияния на поведение физиологического состояния организма, гормонального фона и других факторов, предопределяющих мотивационное состояние особи.

Список литературы

- Андреев К. П., Жукова Л. И., Анищенко А. К. Материалы о паразитировании на лошадях слепней и других компонентов гноса // Тр. ВНИИВС. 1957. Т. 11. С. 221—235.
- Балашов Ю. С., Веселкин А. Г., Константинов С. А., Ульянов К. Н. Разлет и численность слепней рода *Hybomitra* Enderlein (Tabanidae) вокруг стад крупного рогатого скота // Энтومол. обзор. 1985. Т. 64, № 1. С. 74—78.
- Веселкин А. Г. Углеводное питание слепней Северо-Запада России // Паразитол. сб. 1993. Т. 37. С. 57—72.
- Виолович Н. А. Слепни сибиря. Новосибирск: Наука, 1968. 283 с.
- Елизаров Ю. А. Хеморецепция насекомых. М.: Изд-во МГУ, 1978. 232 с.
- Иванов В. П. Экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera, Tabanidae) в полевых условиях // Паразитология. 1994. Т. 28, вып. 5. С. 364—372.
- Иванов В. П. Сравнительное экспериментальное исследование маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) и шмелей *Bombus* (Hymenoptera: Bombinae) // Паразитология. 1998. Т. 32, вып. 3. С. 248—256.
- Иванов В. П. Экспериментальные исследования этологических особенностей маршрутной ориентации слепней *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) // Паразитология. 1999. Т. 33, вып. 4. С. 290—303.
- Иванов В. П. Органы чувств насекомых и других членистоногих. М.: Наука, 2000. 279 с.
- Константинов С. А. Поведение слепней при нападении на крупный рогатый скот в естественных условиях // Успехи энтомологии в СССР. Двукрылые: систематика, экология, медицинское и ветеринарное значение. СПб., 1992. С. 151—153.
- Константинов С. А. Дистанция нападения, дальность и характер суточного разлета слепней рода *Hybomitra* (Diptera: Tabanidae) // Паразитология. 1993а. Т. 27, вып. 5. С. 419—426.
- Константинов С. А. Количественная оценка основных фаз нападения слепней (Tabanidae) на корову в естественных условиях // Паразитол. сб. 1993б. Т. 37. С. 73—100.
- Константинов С. А. Топографическая избирательность посадок и присасывания слепней (Diptera: Tabanidae) при нападении на крупный рогатый скот // Паразитология. 1995. Т. 29, вып. 5. С. 361—369.
- Константинов С. А., Ульянов К. Н. Влияние масти, возраста, размеров и поведения крупного рогатого скота на интенсивность нападения и присасывания слепней // Паразитология. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 488—495.
- Купрессова В. Б., Савельева И. П., Шевякова Е. С., Ершов В. И. Некоторые особенности поведения слепней при поиске объектов питания // Этология насекомых и клещей. Томск, 1977. С. 76—86.
- Лутта А. С. Поведение слепней при кровососании и действие их слюны на человека // Вопр. паразитологии Карелии. 1961. № 30. С. 186—194.
- Лутта А. С. Слепни Карелии. Л., 1970. 303 с.
- Мак-Фарленд Д. Поведение животных. М.: Мир, 1988. 520 с.
- Мяло И. И. Слепни Зейско-Буреинской низменности и защита от них скота // Тр. Всесоюз. ин-та эксперим. вет. 1963. Т. 28. С. 279—285.
- Мяло И. И. К вопросу о мимикрии у слепней // Инфекционные и паразитарные болезни сельскохозяйственных животных и птиц. Минск, 1964. С. 141—144.
- Мяло И. И. Слепни и защита скота от них. Минск, 1968. 72 с.
- Олсуфьев Н. Г. Слепни (Tabanidae). Фауна СССР. Л., 1937. 434 с.
- Олсуфьев Н. Г. Слепни (сем. Tabanidae) // Руководство по медицинской энтомологии. М.: Медицина, 1974. С. 155—162.
- Петрова Р. Г. К изучению видового состава, сезонной и суточной активности слепней в Астраханской области (Diptera, Tabanidae) // Энтومол. обзор. 1956. Т. 35, № 2. С. 359—370.
- Свидерский В. Л. Нервный контроль быстрых ритмических движений мышц насекомых (звукопроизводящий аппарат цикад, крыловой аппарат саранчи) // Тр. Всесоюз. энтомот. о-ва. 1969. Т. 53. С. 94—131.
- Свидерский В. Л. Нейрофизиология полета насекомых. Л.: Наука, 1973. 215 с.
- Свидерский В. Л. Основы нейрофизиологии насекомых. Л.: Наука, 1980а. 280 с.
- Свидерский В. Л. Полет насекомого. Л.: Наука, 1980б. 137 с.

- Свидерский В. Л. Локомоция насекомых: нейрофизиологические аспекты. Л.: Наука, 1988. 259 с.
- Скуфьин К. В. Экология нападения слепней на добычу // Тр. Воронеж. ун-та. 1958. Т. 45, № 1. С. 55—64.
- Скуфьин К. В. Материалы по экологии слепней (сем. Tabanidae) Воронежской области // Сб. зоол. и паразитол. работ. Воронеж, 1966. С. 22—83.
- Скуфьин К. В. К изучению экологии поведения (этологии) компонентов гнуса // Итоги исследований по борьбе с гнусом. Новосибирск, 1967. С. 46—54.
- Скуфьин К. В. Методы сбора и изучения слепней. М., 1973. 102 с.
- Скуфьин К. В., Паенко Н. К. О плодовитости и гонотрофическом цикле дождевки *Haematopota pluvialis* Mg. (Diptera, Tabanidae) // Паразитология. 1967. Т. 1, вып. 6. С. 512—518.
- Скуфьин К. В., Паенко Н. К. О плодовитости и гонотрофическом цикле пестряка *Chrysops relictus* Mg. (Diptera, Tabanidae) // Тр. Воронеж. ун-та. 1971. Т. 93. С. 3—13.
- Соболева Р. Г. Биология слепней Приморского края. М., 1977. 200 с.
- Хайнд Р. Поведение животных. М.: Мир, 1975. 855 с.
- Чайка С. Ю. Эволюция обонятельной системы кровососущих насекомых в зависимости от их биоценотических связей с хозяином-прокормителем // Журн. общ. биол., 1981. Т. 42. С. 241—252.
- Blickle R. L. Feeding habits of Tabanidae // Entomol. News. 1955. Vol. 66, N 3. P. 77—78.
- Clark G. G., Hibler C. P., Donaldson B. R., Gates G. H. Haematophagous activities of *Hybomitra laticornis* and *H. tetrica rubrilata* (Diptera: Tabanidae) // J. Med. Entomol. 1976. Vol. 13, N 3. P. 375—377.
- Dethier V. G. The physiology of insect senses. 2nd. L.; N. Y.: Methuen, 1972. 265 p.
- Dethier V. G. The hungry fly. Cambridge (Mass.): Harvard Univ. press, 1976. 489 p.
- Dickerson G., Laviopierre M. M. Studies of the methods of feeding of bloodsucking arthropods. III. The method by which *Haematopota pluvialis* (Diptera, Tabanidae) obtains its blood-meal from the mammalian host // Ann. Trop. Med. Parasitol. 1959. Vol. 53, N 4. P. 465—472.
- Hollander A. L., Wright R. E. Impact of tabanids on cattle: blood meal size and preferred feeding sites // J. Econ. Entomol. 1980. Vol. 73, N 3. P. 431—433.
- Kniepert F. W. Praferenzverhalten weiblicher Tabaniden (Diptera, Tabanidae) am Wirt // Z. angew. Entomol. 1981. Vol. 91, N 5. P. 486—510.
- Tashiro H., Schwardt H. H. Biology of the major species of Horse Flies of central New York // J. Econ. Entomol. 1949. Vol. 42, N 2. P. 269—272.
- Wiesenhutter E. Research into the relative importance of Tabanidae (Diptera) in mechanical disease transmission. II. Investigation of the behavior and feeding habits of Tabanidae in relation to cattle // J. nat. Hist. 1975. Vol. 9, N 4. P. 385—392.

ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 24.03.2003

BEHAVIORAL REACTIONS OF THE HORSE FLIES OF THE GENUS HYBOMITRA (DIPTERA: TABANIDAE) DURING A FLIGHT AROUND A HOST AND SEARCHING PLACES FOR BLOODSUCKING

V. P. Ivanov

Key words: horse flies, Tabanidae, *Hybomitra*, searching behavior, defensive behavior.

SUMMARY

Flight trajectories of horse flies *Hybomitra* attacking a single host (a cow) have been registered on record cards by the method of Knipest (1981). The trajectories in a search on integuments of preferred places for feeding are described, as well as the responses caused by defensive activity of the cow are considered. The role of sensory systems in a regulation of the feeding reactions of the horse-flies is discussed.